

18. Hadorn E. Developmental genetics lethal factors. London; New York, 1961. 355 p.
19. Humphries S., Windass J., Williamson R. Mouse globin gene expression in erythroid and non-erythroid tissues. — *Cell.*, 1967, vol. 7, N 2, p. 267—277.
20. Kaufman T. e. a. A revision of the cytology and ontogeny of several deficiencies in the 3A1—3G6 region of the X chromosome of *D. melanogaster*. — *Genetics*, 1975, vol. 79, N 2, p. 265—282.
21. Korochkin L. Genetic control and developmental expression of esterase isozymes in *Drosophila* of the virilis group. — In: *Isozymes*. New York, vol. 3, p. 99—117.
22. Korochkin L. e. a. Genetic system controlling the synthesis of organospecific S-esterase. — In: 5th Europ. *Drosophila* conference. Louvain-La-Neuve (Belgium), 1976, p. 62.
23. Paigen K. e. a. The molecular genetics of mammalian glucuronidase. — *J. Cell Physiol.*, 1975, vol. 85, N 2, p. 379—392.
24. Rauschenbach I., Korochkin L. Polyploidisation of the pyramidal neurons of layers 5 of the brain cortex. — *Folia Histochem. Cytochem.*, 1972, vol. 10, N 1, p. 3—10.
25. Ruddle F. e. a. Linkage between human LDH A and B and peptidase B. — *Nature*, 1970, vol. 227, p. 251—257.
26. Sviridov S. e. a. Immunohistochemical studies of S-100 protein. — *J. Neurochem.*, vol. 19, N 3, p. 713—718.
27. Szybalski W. Transcription and replication in *E. coli* bacteriophage lambda. — In: *Uptake of informative molecules by living cells*. Amsterdam; London, 1972, p. 61—81.
28. Wright T. The genetics of embryogenesis in *Drosophila*. — In: *Advances in genetics*. New York, 1970, vol. 15, p. 261—395.

## РЕГЕНЕРАЦИЯ У РАСТЕНИЙ КАК ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Т. С. ФАДЕЕВА, О. Г. КОЗЫРЕВА, Л. А. ЛУТОВА

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Регенерация у растений как совокупность процессов, обеспечивающих в тканях обновление и восстановление целостности растения на основе сохранившейся ткани, представляет собою одно из фундаментальных свойств живого, имеющее важное адаптивное значение. Данное явление достойно пристального внимания биологов, в том числе и генетиков. Изучение генетики начинается там, где ведется анализ генотипа — изучение генотипической изменчивости и наследственности изучаемого свойства. Изучение генетики регенерации начинается с выявления генотипической изменчивости и изучения характера генетической детерминации показателей способности к регенерации.

### 1. Способность и активность регенерации

Постоянно протекающие в интактном организме процессы восстановления клеток и тканей называют физиологической регулярной регенерацией [21, 30]. В отличие от физиологической раневая регенерация прежде всего нерегулярна и менее автономизирована от условий среды. Раневой тип восстановления реализуется и при «изолированной регенерации» [10]. В данной работе пойдет речь о раневой изолированной регенерации.

Под регенерацией будем понимать все процессы заживления и восстановления, которые протекают после повреждения. У растений с момента прорастания семени — образования первичного корешка и развития почечки — все органы подвергаются малым и большим травмам: механическим повреждениям частицами почвы, соседними растениями, ветром, человеком, укусам насекомых и т. д. Эти повреждения или ста-

новятся воротами инфекции или происходит заживление, препятствующее проникновению инфекции и восстанавливающее нормальный морфогенез. Пути и формы восстановления и возобновления после ранения генетически детерминированы и у разных растений различны, но все они являются отражением регенерационных потенций ткани.

Н. П. Кренке [10] под регенерацией понимает все процессы возобновления, которые протекают и путем восстановления (реституции) и путем воспроизведения (репродукции). Защитная и восстановительная реституция объединяются в общее понятие регенерации.

Г. П. Короткова [9] в понятие «онтогенетической регуляции» включает «физиологическую и репаративную регенерацию» (заживление ран, восстановление утраченных частей тела). Б. П. Токин [21], наряду с процессами восстановления организмом утраченных частей на основе сохранения нормальной тканевой системы, выделяет понятие «соматический эмбриогенез» — развитие целых организмов из соматических клеток. Если соматический эмбриогенез индуцирован ранением, то возможность «развития целых организмов из соматических клеток» тесно связана с предшествующим ему процессом регенерации: заживления раневой поверхности и образования раневых тканей. Соматический эмбриогенез у растений может протекать без индуцирующего его повреждения, тогда он не связан с раневой регенерацией.

Систематизация процессов, которые включает регенерация, была дана с учетом морфологоанатомических критериев [10, 30] и цитолого-эмбриологических [9]. Она может быть дана и с позиций генетических. Для генетики феноменология регенерации необходима прежде всего при выявлении элементарных генетических признаков регенерации. Выявление этих признаков позволит вскрыть характер детерминации и дать классификацию процессов, включенных в понятие «регенерация».

Способность к регулярной регенерации является хозяйственно важным признаком, в тех или иных условиях она определяет степень устойчивости растений к повреждениям, к грибным и бактериальным заболеваниям. Значение регенерационных потенций ясно обнаруживается у вегетативно размножаемых растений. Важность признака «регенерации» для сельскохозяйственной практики очевидна, однако в селекции редко обращаются к оценке этого признака в силу того, что генетически он мало изучен. Изучение генетики регенерации позволит вести планомерную селекцию по этому признаку.

Генетика регенерации — это генетика восстановительных свойств клетки. В настоящее время многие проблемы генетики развития, проблемы генной инженерии у растений и соматической гибридизации [37, 1 и др.] не могут быть решены без анализа процессов регенерации. Процессы, сопровождающие регенерацию, являются отражением генетико-онтогенетического потенциала клетки и ткани, их компетентности. В процессах регенерации вскрывается генотипический потенциал жизнеспособности клетки и ткани.

П. Г. Светлов [18] разделил понятия «регенерационный эффект» и «регенерационные потенции»; вслед за ним А. Г. Юсуфов [30] справедливо подчеркнул необходимость различать «регенерационную способность» как наследственные потенции и «регенерационную активность» как реализацию этих потенций. В какой-то мере это деление ориентирует на необходимость различать генотип и фенотип по признакам регенерации. Анализ «регенерационной активности» (фенотип) вскрывает «регенерационную способность» (генотип).

Регенерация является стрессовой ситуацией, при которой раскрывается аварийная программа генотипа, реализующаяся в депрессии

или в ингибировании генов. Процессы, сопровождающие регенерацию, могут характеризовать и потенции отдельных генов — норму их реакции. В этом смысле изучение регенерации как стрессовой ситуации может быть методом анализа функций гена.

В эволюционном аспекте изучение этого явления также представляет значительный интерес, поскольку способность к регенерации является одной из форм тканевой (и организменной) адаптации, наиболее полно характеризующей гомеостаз клеток и тканей. Решение поставленных вопросов необходимо начинать с изучения генетики признака «регенерация», при условии создания адекватных генетических моделей.

## 2. Некоторые анатомо-морфологические характеристики регенерации у растений

Вслед за повреждением ткани клетки вблизи места ранения претерпевают физиолого-биохимические преобразования, сопровождающиеся пролиферацией и образованием изолирующего слоя на раневой поверхности. Проллиферация идет разными путями и может вести к образованию каллуса, восстановительному и раневому гистогенезу и морфогенезу. По характеру регенерационных процессов можно выявить тотипотентность клеток и тканей. Но следует подчеркнуть, что в основе процесса регенерации во всех случаях лежат сходные преобразования клеток и тканей, так как арсенал ответных реакций тканей довольно ограниченный.

У растений реакция на ранение феноменологически на уровне клетки и тканей проявляется в следующем. На раневой поверхности идет образование изолирующего слоя: в определенных условиях это сопровождается делениями клеток параллельно раневой поверхности (деления камбиального типа), что дает начало образованию участков феллогена — пробкового камбия — и участков феллодермы. Это может привести к заживлению раневой поверхности [10, 23, 3 и др.]. Под изолирующим слоем начинается увеличение размеров клеток и клеточных делений по калусному типу, что является началом образования каллуса. Увеличение размеров каллуса в определенных условиях роста может идти длительно. В каллусе начинается дифференцировка проводящих тканей по типу закладки гидроцитных клубочков, соединяющихся трахеидами между собой и проводящими тканями интактного участка. Дифференцировка этого типа влечет и закладку камбиальных тканей вдоль гидроцитных тяжей, постепенно соединяющихся между собой. Функционирование камбия обеспечивает возникновение в каллусе проводящей системы [2, 15, 24, 7, 3 и др.]. Дифференцированный «каллус» повторяет структуру осевого органа — стебля, но с иной ориентировкой проводящих элементов. Такой «каллус» (наплыв) может длительно расти и функционировать как проводящий и запасающий участок. В каллусе возможна закладка адвентивных почек.

Дифференцированный каллус может давать начало вторичным каллусам, возникающим на его поверхности в виде бугорков ткани, состоящей из клеток, делящихся по калусному типу.

Характер регенерации связан с регенерационной способностью, но направляется условиями окружающей среды и онтогенетическими особенностями регенерирующего участка. Н. П. Кренке [10] суммировал результаты влияния на регенерацию многих условий и факторов. Этот вопрос является предметом большинства работ, посвященных регенерации у растений [6, 3 и др.].

В литературе проанализирована зависимость характера регенерации от типа клеток и ткани, местоположения ткани по отношению к восходящему и нисходящему току, местоположения по отношению к развивающимся органам, учтено взаимодействие органов [36, 34, 2, 20, 22 и др.]. Гипотезы о зависимости раневых процессов от местоположения ткани на растении получили обоснование в теории листовых следов [32, 2, 17]. Эта теория заложила основы анализа образования структур в интактном растении, она позволила понять и характер регенерационных процессов в зависимости от местоположения ткани.

Зависимость характера регенерации от местоположения регенерирующих тканей по отношению к растущим органам показана на специализированной модели раневой дифференцировки [23, 24]. Характер регенерации изучался на декапитированных участках стебля и на привитых растениях, где был изменен или исключен восходящий или нисходящий ток веществ. Показано, что характер регенерации и дифференцировка ткани зависят от связи регенерирующего участка с нисходящим током веществ от растущих органов стебля. Связь с растущими побегами индуцирует в регенерирующих тканях деления камбиального типа, что влечет за собой регуляторную дифференцировку — развитие тканей по типу интактного растения. Поэтому вблизи ранения на базальной поверхности образуются каллусы, в которых дифференцировка идет путем закладки гидроцитных клубочков, соединяющихся между собою трахеидами и входящих в контакт с проводящей тканью интактного участка [23].

Таким образом, в раневых тканях камбиальный тип делений является механизмом восстановления нормального типа роста и заживления раневой поверхности. В то же время каллусный тип деления ведет к возникновению каллуса (или опухоли) и аномально-раневому типу дифференцировки. Каллус возникает в результате изменения характера функционирования клеток, что связано с «искажением» активности генов под влиянием внешних факторов, меняющих метаболизм клетки. Каллус развивается на этапе дезинтеграции тканей, идущей путем дедифференцировки клеток. Камбиальный тип делений в каллусе свидетельствует о начале этапа интеграции, он является механизмом восстановления нормального типа роста.

### 3. Генетический контроль регенерации

В литературе регенерацию рассматривают как признак, характеризующий таксоны и свидетельствующий об определенном *уровне организации живого* [21, 9 и др.]. Установлены заметные различия в регенерации и восстановительном морфогенезе у растений, относящихся к разным классам и даже разным семействам одного класса [19, 33, 5, 35, 29 и др.].

Зависимость же регенерационной способности в пределах вида от генотипа хотя и несомненна, но изучена мало. Известно, что одноименные, одновозрастные, одинаково локализованные ткани и органы у разных форм одного вида имеют разную регенерационную способность. У растений мутанты по типу роста (розеточные, карликовые, короткостебельные, лишенные листьев, образующие генетические опухоли и многие другие) различаются по ростовым потенциям клеток и тканей. Разные потенции клеток интактного растения не могут не сказаться на ростовых процессах после повреждения. Внутривидовая изменчивость по регенерации обнаруживается и в разной способности укоренения черенков, срастания при прививках у форм одного вида [8, 11, 10].



Вопрос о генетическом контроле процессов регенерации в литературе почти не освещен, имеются лишь указания о роли ядра в регенерации [30]. Специальные экспериментальные исследования были выполнены с использованием генетических коллекций и асептической культуры изолированных органов, поскольку анализ признака требует строго контролируемых условий [25, 26, 31, 16, 27].

1. Изучение внутривидовой генотипической изменчивости по признакам объединяемым под общим понятием регенерации начато в лаборатории генетики растений ЛГУ и представляет собою начальный этап изучения генетики регенерации и анализа проблем онтогенетики на этой основе. Проводится изучение генетики морфологических и биохимических признаков, характеризующих регенерационную способность.

В работе использован метод асептической культуры изолированных органов — отработаны способы подготовки растений донора, деления проростка на экспланты, подобрана культуральная среда. Разработаны методики анализа регенерации: выбраны объекты, приемы культивирования регенерата, методы оценок, с помощью которых в условиях асептической культуры изолированных семядолей или участков стебля можно сравнительно анализировать процессы регенерации у разных генотипов [13, 25]. Работа выполняется на генетических коллекциях редиса, гороха, земляники и томатов. В опытах были созданы условия для дифференциальной реализации потенций генотипов и впервые четко показано наличие внутривидовой генотипической изменчивости по признакам регенерации [26, 12]. Показано, что разные линии генетической коллекции редиса, гороха, томатов различаются по морфогенетическим процессам, разыгрывающимся в изолированной семядоле при ее культивировании на питательной агаризированной среде в течение 30—60 дней. Выявлены контрастные линии по степени разрастания семядоли, по способности и типу образования каллуса, по способности корнеобразования и типу корней. Выделенные линии можно считать спонтанными мутантами по регенерационным потенциям.

Показано, что тип регенерации семядоли связан с типом роста растения. Так, у линии редиса, образующей опухоль на корнеплоде и других частях растения и плохо образующей корни [14], семядоли специфично реагируют на изоляцию и культивирование — они не образуют корни [27]. Образование опухоли связано с нарушением синтеза и распределения фитогормонов, и опухолеобразующие линии являются мутантами по фитогормонам. Возможно, что та биохимическая недостаточность, которая у интактного растения реализуется в возрасте 2—3 месяцев, в условиях провокационного фона — ранения и изоляции — обнаруживается у семядоли проростка. Изолированные семядоли разных сортов томатов в условиях дифференцирующих потенции ризогенеза и каллусогенеза различались по способности и скорости формирования корней и каллуса. Заметные различия показаны между сортами Карлик 1185 и Бизон 639: семядоли сорта Карлик 1185 к 20—30-му дню культивирования дают развитые длинные корни, семядоли сорта Бизон 639 в том же возрасте почти не образуют корней (рис. 1). Добавка в среду 2,4—Д (синтетический аналог ИУК) снимала различие между сортами, поэтому можно предположить, что различия между ними связаны с разным уровнем наличия фитогормонов. Сорт Бизон 639 можно считать ауксинзависимым мутантом. Разный характер регенерации имели отрезки гипокотилей сортов Карлик и Плановый: на базальном срезе у Карлика образуется каллус («белый каллус»), а у Планового — раневые дифференцированные ткани типа наплыва, так называемый зеленый «каллус». Эти сорта различаются и по типу роста интактных растений.

Таким образом, тип регенерации изолированной семядоли характеризует не только клеточно-тканевой гомеостаз самого органа — семядоли, но и генетические особенности растения в целом. Линии, у которых различия по регенерации связаны с генотипом в целом (с генотипом всего растения) можно считать *мутантами по способности регенерации*.

Одновременно у интактных растений была тщательно изучена генетика биохимического признака — электрофоретический спектр пероксидазы. Обнаружено внутривидовое разнообразие типов зимограмм, проанализирована генетика и выделены гены, контролирующие типы зимограмм пероксидазы у редиса [4].

Реализацию этого признака параллельно изучали у интактных растений и у регенерирующих семядолей редиса и томатов. У регенерирующих семядолей томатов спектр оставался постоянным, менялась лишь активность; однако регенерирующие семядоли редиса у большинства линий имели спектр более богатый, чем интактные семядоли. Изменение спектра касалось быстросмещающихся пероксидаз, у отдельных линий редиса при регенерации спектр не менялся.

Таким образом, показано, что у разных линий регенерация депрессирует работу генов контроля пероксидазы по-разному. Этот анализ позволил выявить линии с разной реакцией на регенерацию — с разной программой работы генов. Раскрытию программы работы гена способствует анализ органо- и возрастной специфичности действия гена.

2. Органоспецифичность и возрастная специфичность отражает ограниченную органом программу работы генотипа. Это обнаружено в характеристиках регенерации изолированных семядолей разного возраста, разного местоположения и особенностях регенерации разных органов.

Различия в регенерационной способности разных органов и тканей одной особи, очевидно, связаны с дифференциальной активностью генов. Эксплантирование ткани с локальной программой может дать специфичный тип регенерации. Своеобразие функций органа по отношению к общей программе генотипа интактного растения нередко реализуется как своего рода «мутантное» состояние; а орган или ткань с локальной функцией выступает как функциональный так называемый «онтогенетический мутант». Онтогенетические мутанты — это изолянты одного генотипа, но имеющие разную программу работы изучаемого гена. Онтогенетические мутанты различаются по характеру функционирования изолированного органа.

Специфика по регенерации и биохимии выявлена при сравнительной оценке двух семядолей одного проростка. У проростка редиса семядоли различны по положению и размеру — имеется верхняя и нижняя семядоля. В опытах, проведенных с проростками редиса — линии ЛВ-269 и линии ЛС43/51, — показано, что нижняя и верхняя семядоли по характеру регенерации различаются между собой. После изоляции и культивирования на питательной среде они по-разному увеличиваются в размерах, различаются по корне- и каллусообразованию. Одна семядоля по отношению к другой ведет себя как мутант, т. е. одна из них как бы копирует мутантный тип регенерации. Однако различия между семядолями обусловлены лишь онтогенетически. Разная регенерационная способность у семядолей одного проростка была ранее описана в литературе для тыквенных [28].

Подобные онтогенетические различия показаны для семядолей разного возраста. Семядоли томатов изолировали от проростков на разных фазах онтогенеза — на 7, 10 и 25-й день прорастания семян, куль-

тивировали на агаризированной среде без добавок фитогормонов и витаминов. Показана зависимость реализации признаков: возрастание семядолей, образование каллуса, образование корней, от возраста семядоли. У сортов Карлик и Gross Lisse меньше разрастались изолированные семядоли 10-дневного проростка, а у сорта Бизон — у 25-дневного проростка. Способность к каллусообразованию была наименьшая у семядолей, взятых от 10-дневных проростков; интенсивное каллусообразование у семядолей от 25-дневных сеянцев. Каллусообразование дали молодые семядоли с меристемоактивными клетками и стареющие семядоли, завершающие дифференцировку (рисунок).

Интересно, что ризогенез был наиболее интенсивным у молодых семядолей, эта способность падала с возрастом семядоли. Адвентивные корни закладывались у семядоли в ткани, аналогичной перициклу стебля. В дифференцированной семядоле меньше сохранилось клеток, способных дать очаг образования корня, у них следует ожидать закладку корней лишь после дифференцировки каллуса. В семядолях 7-дневных проростков имелись условия для закладки адвентивных корней, с возрастом в семядоле репрессировалась работа генов, которые могли обеспечить эти функции клеток. Вместе с тем с возрастом в семядоле не были утрачены клетки, способные к делениям, но к делениям каллусного типа, что говорит о дерепрессии группы генов, которые стимулируют синтез продуктов, обеспечивающих каллусный (опухолевый) рост. Старая семядоля функционировала как онтогенетический мутант по отношению к молодой семядоле. Это четко наблюдалось у сорта Бизон.

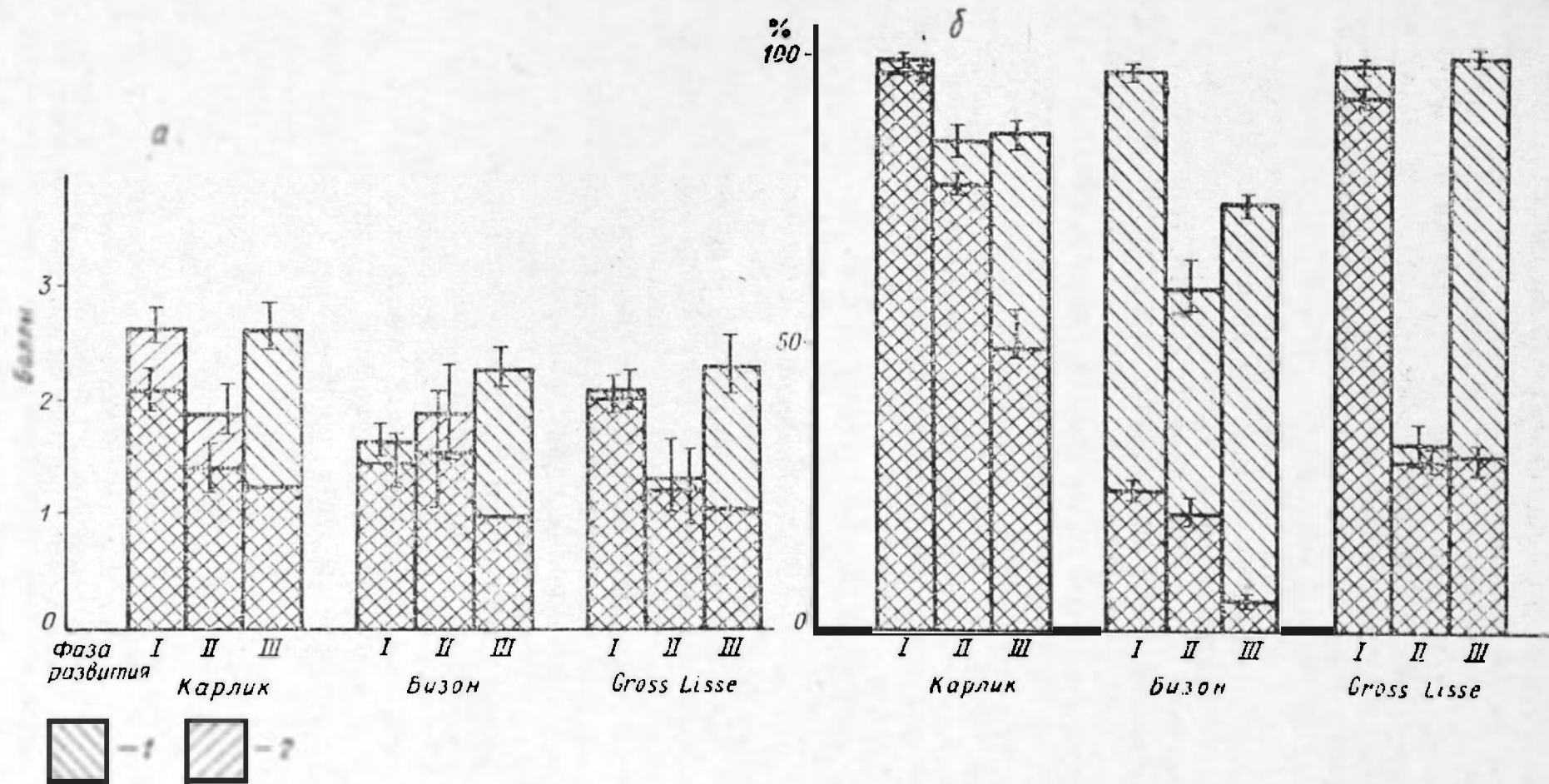
Как мы отметили, сорта томатов Бизон и Карлик различались по способности корнеобразования на семядоле. Это обнаруживалось на семядолях, взятых от молодых проростков, у семядолей от 25-дневных сеянцев эти различия меньше. Семядоли 25-дневных сеянцев проявили себя как онтогенетические мутанты по отношению к 7-дневным семядолям тех же сортов.

Возможно, что по программе онтогенеза проростка к семядолям до их изоляции были в разном количестве транспортированы необходимые для их функционирования вещества (в том числе фитогормоны). Будучи отделенными от проростка, семядоли не способны синтезировать эти вещества, и нижняя и верхняя семядоли оказались функционально разными, т. е. своеобразными онтогенетическими мутантами. Интересно, что различия между верхней и нижней семядолей не великовались на среде с добавками фитогормонов.

Следует добавить, что между верхней и нижней семядолями и семядолями разного возраста имеются различия по типу зимограмм пероксидазы, что также может быть результатом дифференциальной активности генов и избирательного перемещения продуктов.

Итак, между изолированными семядолями разного возраста, между двумя семядолями одного проростка обнаружены различия по регенерационной активности и типу зимограмм пероксидазы, которые являются следствием различий в программе работы генов. Эти семядоли имеют один генотип, но реализуют признаки как онтогенетические мутанты.

В свете этих понятий каллус у растений, очевидно, следует рассматривать как ткань с особой программой функции генов, — каллусная культура является онтогенетическим мутантом по отношению к изолированному органу того же генотипа. Каллусная культура по программе функций генов — не аналог исходного интактного растения. Изучение онтогенетических мутантов позволяет понять и генотипические особенности (истинных генотипических) мутантов.



Зависимость характера регенерации семядолей, изолированных от проростков томатов разного возраста.

а — размер каллуса (1) на explантированной семядоле и корнеобразование (2);  $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}t$  при  $t_{diff} = 4,47$ ;  
 б — % explантированных семядолей с каллусами (1) и с корнями (2).



Повреждение тканей растения, являясь стрессовой ситуацией, вызывающей процессы регенерации, раскрывает потенциал генотипа, выявляет формы с генотипически разной регенерационной способностью — генотипические мутанты. В процессах регенерации отражается органоспецифичность и онтогенетические особенности, связанные с программой работы генов в данном органе, что позволяет подойти к выяснению времени репрессии генов и включения гена в работу. У растений это возможно связать с морфоанатомическими характеристиками, физиологическими и биохимическими показателями регенерирующих тканей и тканей интактного растения.

В результате экспериментальной работы, выполненной с использованием форм генетических коллекций редиса и томатов, выделены спонтанные мутанты по типу регенерации и ведется изучение генетики этих признаков. Одновременно выделены спонтанные мутанты по типу зимограмм пероксидазы, изучена генетика этого признака. Базируясь на частной генетике этих признаков создается генетическая модель анализа дифференциальной активности генов типов зимограмм пероксидазы (Рх—1 и Рх—2). Изучение характера функционирования этих генов в условиях регенерации позволило дифференцировать фенотипически одинаковые линии редиса по типу зимограмм на линии с разной программой работы этих генов.

Органоспецифичность и возрастная специфичность при изоляции и культивировании органа проявляется как мутантный тип функционирования, что обнаружено по характеру регенерации и по типу зимограмм пероксидазы. Изолированный орган по реализации этих свойств функционирует как онтогенетический мутант.

У растений состояние онтогенетического мутанта нестабильно: при регенерации вслед за дифференцировкой наступает вторичная дифференцировка, которая в случае образования побега ведет к дерепрессии генов, а затем и функционированию генома в соответствии с общей программой интактного растения. При этом возможно, что ранение и изоляция (стресс) могут полностью или частично снять органоспецифичность работы отдельных генов. Состояние онтогенетического мутанта может сохраняться и длительно, например при пассировании каллуса в условиях, препятствующих дифференцировке.

Особенности онтогенетического мутанта являются производными от органо- и тканеспецифичности, присущей всем свойствам и признакам растений, изоляция и регенерация способствуют выявлению этих особенностей. Поскольку регенерация детерминирована в соответствии с программой функций генов всего генотипа в целом, а также и локально, то при изучении генотипических мутантов по признакам регенерации следует использовать и оценивать и онтогенетические мутанты.

## Summary

Plant regenerative process as a genetic character. The necessity and possibility of the genetic analysis of the plant regeneration process has been considered in this paper.

The anatomical and morphological characteristics of the plant regenerative processes **has been** obtained and possible parths for their classification have been introduced.

The method and experimental model has been proposed to investigate the genetics of the regeneration.

The intraspecific variability on the root and callus formation (regenerative ability) **has been** demonstrated following the study of the radish, tomato cotyledons and strawberry stalks.

The differences in callus formation have been revealed during the study of the radish reciprocal hybrids, different cotyledons of the same plant (radish, tomato),

cotyledons from the different age (tomato). This phenomenon was called an ontogenic mutant.

Callus formation in plant is considered as an example of the ontogenetic mutant having special gene function programm unlike the intact plants.

The study of the ontogenetic mutants is one of paths leading to genetic of the plant development. This is also the way for studying the genetic physiological nature of genotype mutants.

#### УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бутенко Р. Г. Дифференцировка и морфогенез в культуре тканей, клеток и протопластов. — В кн.: Биология развития растений. М., 1977, с. 24—48.
2. Василевская В. К. Структурные закономерности при регенерации одуванчика. — Ботан. журн., 1937, т. 22, № 1, с. 52—71.
3. Васильцова Т. М. Некоторые морфолого-анатомические особенности каллусогенеза и соматического эмбриогенеза у листьев и стеблей эксплантантов капусты. — Сельхоз. биол., 1967, т. 2, № 2, с. 233—248.
4. Войлоков А. В. Генетический контроль пероксидазы редиса *Raphanus sativus* L. var. *Radicola* Pers. Автореф. канд. дисс., Л., 1977. 19 с.
5. Грушвицкий В., Слепян Л. И., Бутенко Р. Г. Оценка представителей рода *Rapax* по способности к органогенезу в культуре и по общей регенерационной способности. — В кн.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. — М., 1970, с. 118—123.
6. Дубровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость. М., 1961. 123 с.
7. Дубровицкая Н. И., Фурст Т. Г. Каллус как очаг новообразований у растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1954, № 4, с. 19—27.
8. Ильинский А. П. О вегетативном размножении и фелогении некоторых видов *Gardamine*. — Изв. Гл. ботан. сада, 1926, с. 93—101.
9. Короткова Г. П. Морфогенетические регуляции, их эволюция и классификация. — В кн.: Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. Л., 1972, с. 43—73.
10. Кренке Н. П. Регенерация растений. М.; Л., 1950. 672 с.
11. Лусс А. И. Взаимоотношения привоя и подвоя. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. Л., 1935, т. 1, с. 689—752.
12. Лутова Л. А. Изучение генетики регенерации семядолей редиса *Raphanus sativus* L. var. *Radicola* pers. в условиях асептической культуры. Автореф. канд. дисс. Л., 1977. 27 с.
13. Мурашко Л. Н., Фадеева Т. С. Изучение характера регенерации у различных форм гороха. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1973, № 15, с. 132—140.
14. Нарбут С. И. Генетическая опухоль у редиса, полученная при инбридинге. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1967, № 15, с. 144—149.
15. Первухина Н. В. Материалы к выяснению закономерностей развития каллуса. — Сов. ботаника, 1945, № 2, с. 18—24.
16. Першина Л. А., Хвостова В. В. Феногенетика мутантов гороха с измененной структурой стебля. — В кн.: Цитогенетика гибридов мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск, 1977, с. 167—181.
17. Радкевич О. Н. О принципах развития проводящего аппарата растения. Автореф. докт. дис. Л., 1940.
18. Светлов П. Г. Тр. ЛЭЗМ, 1934, т. 3.
19. Таусон В. О., Пантович В. З. Изменение активности ферментных систем при дифференцировке каллуса. — Рефераты работ. науч.-исслед. учрежд. отд. биол. наук АН СССР за 1945 г., 1947 г.
20. Терехова А. А. Влияние процессов регенерации на развитие опухолей, вызванных у томатов. — Физиол. растений, 1957, т. 4, вып. 1, с. 72—76.
21. Токки Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959. 268 с.
22. Турецкая Р. Х. Изучение поступления и распределения стимуляторов роста в черенках растений методом радиоактивного углерода. — Физиол. растений, 1957, т. 4, вып. 1, с. 00—00.
23. Фадеева Т. С. Развитие тканей в стебле привитого растения. — Канд. дис., Л., 1947. 150 с.
24. Фадеева Т. С. О связи процессов регенерации с общим ростом привитого растения. — Ботан. журн., 1958, т. 43, № 6, с. 788—798.
25. Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Козырева О. Г. Изучение процесса регенерации как генетического признака с использованием метода культуры изолированных органов. — В кн.: Исследования по генетике. Вып. 5, Л., 1974, с. 63—71.

26. Фадеева Т. С., Нарбут С. И., Лутова Л. А. Изменчивость по признаку корне- и каллусообразование у изолированных семядолей редиса и морфологические особенности растений. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 6, Л., 1976, с. 135—146.
27. Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Козырева О. Г. Регенерация как метод анализа функции гена. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 7, Л., 1977, с. 130—142.
28. Флеров А. Ф., Флеров В. А. О выращивании растений из отдельных семядолей. — Докл. АН СССР, 1948, т. 60, № 8, с. 1437—1441.
29. Юсуфов А. Г. Способность к регенерации у растений и ее изменчивость. — Естеств. науки, 1974, № 3, с. 28—36.
30. Юсуфов А. Г. Регенерация растений и принцип ее классификации. — Журн. общей биол., 1967, т. 28, № 1, с. 64—75.
31. Benki R. M., Lesly S. M. In vitro plant regeneration from leaf explants of *Lycopersicon esculentum* tomato. — Canadian J. Botany, 1976, vol. 54, N 21, p. 2409—2414.
32. Jost L. Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Plazenta. — Bot. Zs., 1893, N 51, S. 297—304.
33. Kovacs E. L. Investigation on the regeneration ability after wounding in *Nicotiana* species and their hybrids. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1968, vol. 14, F. 3/4, p. 323—330.
34. Küster E. Pathologische Pflanzen Anatomie. Jena, 1925, Bd. 3.
35. Lipetz I. Wound healing in higher plants. — Intern. Rev. Cytol., 1970, vol. 27, p. 1—28.
36. Vöchting H. Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. — Bot. Zs., 1906, N 4, S. 101—147.
47. Winkler H. Über das Wesen der Pfropfbastarde. — Ber. dtsh. bot. Ges., 1940, N 28, S. 116—118.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПЕРОКСИДАЗЫ РЕДИСА

А. В. ВОЙЛОКОВ, С. И. НАРБУТ

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Среди ферментов растений лучше других изучена генетика пероксидазы. В литературе имеются данные по наследованию электрофоретических вариантов отдельных изозимов у риса [6, 12], у ячменя [7], у шпана [17], у разных видов овса [5, 9, 15] и табака [8]. Наиболее детально наследование изозимов пероксидазы изучено у кукурузы [4] и томатов [13, 14].

Располагая коллекцией инбредных линий редиса (*Raphanus sativus* L. var. *radicola* Pers.), созданной С. И. Нарбут, мы поставили перед собой задачу изучить генетический контроль пероксидазы редиса.

**Материал и методы исследования.** Материалом служили 33 инбредные линии ( $I_{14}$ — $I_{18}$ ) редиса Петергофской генетической коллекции и три сорта, из которых были выделены линии — Вировский белый, Лебяжья сосулька и Сакса. Семена сортов, линий и гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и  $F_3$  для целей настоящего исследования получали согласно рекомендациям С. И. Нарбут [3].

В качестве источника фермента использовали корни, гипокотиль и семядоли десятидневных проростков, а также листья и корнеплод взрослых растений. Электрофорез проводили в блоке полиакриламидного геля концентрацией 7,5% по Дэвису, зимограммы пероксидазы проявляли бензидином в качестве донора водорода [2].

### Результаты исследований.

1. Анализ изменчивости анионных пероксидаз у инбредных линий и сортов редиса. На проявленной зимограмме анионных пероксидаз